

МИКРОЭВОЛЮЦИОННЫЕ ПРОЦЕССЫ В ПОПУЛЯЦИЯХ ИСКОПАЕМЫХ ГРЫЗУНОВ ПРИКАСПИЯ В ГОЛОЦЕНЕ

А.И. Дмитриев

Нижегородский государственный педагогический университет

Рассматривается специфика микроэволюционных процессов в популяциях ископаемых грызунов Прикаспийского региона. С помощью количественных методов на основе метрического и фенетического анализа костных остатков предпринята попытка изучения скорости и направления микроэволюционных процессов. Дается оценка дивергенции метрических признаков на уровне внутривидовых структур. Рассматривается внутривидовая дифференциация наиболее многочисленных и широко распространенных грызунов и ее изменения на протяжении голоцена.

Анализ изменчивости и внутривидовой структуры мелких млекопитающих на массовом палеонтологическом материале имеет большое теоретическое и практическое значение. С одной стороны, используя данные метрической и фенетической обработки костных остатков, можно выявить как специфику микроэволюционных процессов, так и внутривидовую структуру животных (Паавер, 1965, 1966; Смирнов, 1976; Малеева, 1975, 1976; Дмитриев, 1987, 2001, 2004, 2005 и др.). С другой стороны, анализ изменчивости и внутривидовой структуры мелких млекопитающих во времени и пространстве представляет определенный интерес для систематики и популяционной экологии (Ивантер, 1975; Ивантер и др., 1985; Ларина, Еремина, 1982; Шилов, 1977, 1985; Шварц и др., 1968; Шварц, 1980; Яблоков, 1980 и др.). И, наконец, эволюция мелких млекопитающих аридной зоны, большинство которых являются носителями чумы, неразрывно связана с вопросами генезиса природных очагов этой инфекции (Масловец, 1965; Малеева, 1967; Тропин, 1968, 1971, 1975; Дмитриев, 2001 и др.).

В настоящей работе мы предприняли попытку метрического и фенетического анализа костных остатков наиболее многочисленных и широко распространенных видов аридной зоны Прикаспийского региона. Разработка этого направления на ископаемом материале представляется весьма перспективной, ибо в настоящее время это является единственным, хотя и косвенным, критерием оценки генетической специфики ископаемых популяций. Генетическая обусловленность дискретных признаков (фенов) была доказана в работах зарубежных исследователей (Dempster, Lerner, 1950; Gruneberg, 1952, 1955; Truslove, 1952; Berry, 1963, 1964; Berry, Searle, 1963; Selander, 1966), а позднее и отечественных (Тимофеев-Ресовский, Яблоков, 1973; Яблоков, 1980, 1982; Яблоков, Ларина, 1985; Захаров, 1987; Васильев, 1982, 1988; Васильев и др., 1986; Ларина, Еремина, 1982, 1988 и др.).

Материал и методы работы

Материалом настоящего исследования послужили сборы костных остатков мелких млекопитающих, проведенные автором в аридной зоне Прикаспийского региона при осуществлении эпизоотологического обследования этой территории в течение 10 лет (1976–1986 гг.). Часть костных остатков в Волго-Уральском междуречье, в определении и обработке которых принимал участие сам автор (1979–1981 гг.), была собрана зоологами Уральской противочумной станции. Кроме того, в работе частично использованы необработанные сборы костных остатков мелких млекопитающих из коллекции покойного Н.Н. Тропина, любезно предоставленные автору Астраханской противочумной станцией. Руководству упомянутых станций мы выражаем искреннюю благодарность. Таким образом, всего в Прикаспии было обследовано 572 местонахождения, с которых собрано и обработано в общей сложности более 50 000 определимых костных остатков мелких млекопитающих.

Первоначальное определение геологического возраста всех костных остатков производилось по группам сохранности (Малеева, 1967). По внешним признакам фоссилизации к первой группе сохранности относились наиболее древние кости коричневого или темно-желтого цвета, сильно разрушенные, пористые, совершенно без блеска, хрупкие, с прочно приставшим суглинком, твердым, как цемент. Такие кости датировались средним и поздним плейстоценом. Ко второй группе относились кости более светло окрашенные, без блеска и следов цементации и датировались ранне-средним голоценом. К третьей группе сохранности относились кости белые или слегка желтоватой окраски с частично или полностью сохранившимся блеском свежей кости, почти не пористые, сравнительно крепкие, которые и датировались поздним голоценом.

В целях подтверждения и уточнения геологического возраста применялся метод коллагенового анализа, теоретические основы которого были разработаны И. Дюрстом. Наиболее перспективным оказался вариант, предложенный И.Г. Пидопличко (1952). Он основан на установлении соотношения органической и неорганической частей костного вещества. Чем древнее кость, тем меньше в ней органического вещества, остаточное количество которого устанавливается при прокаливании кости. Основными показателями при этом являются потери коллагена в миллиграммах и показатель прокаливания (П.п.). В настоящей работе использовался последний, позволяющий более точно уловить степень фоссилизации кости. Р.Д. Масловец (1965) при использовании этого метода внесла в него ряд уточнений. Ею было установлено, что в условиях жаркого климата аридной зоны потеря коллагена происходит в пять раз быстрее, чем в умеренном климате, где потеря коллагена на каждое тысячелетие составляла 20 единиц (Пидопличко, 1952), а в условиях аридной зоны — 100 единиц (Масловец, 1965). Соотношение между геологическим возрастом и показателем прокаливания выражалось логарифмической кривой. В результате было установлено, что метод дает достаточно надежные показатели определения геологического возраста костных остатков мелких млекопитающих, имеющих общие особенности тафономии. Одним из направлений палеоэкологического анализа является изучение изменчивости ископаемых популяций во времени и пространстве. Для этих целей в разных палеоценозах были выделены ископаемые и современные популяции фоновых видов мелких млекопитающих, в пределах которых, по возможности, осуществлялась репрезентативная выборка костного материала, подверженная впоследствии определению

геологического возраста и статистическому анализу. При этом под ископаемой популяцией мы подразумеваем совокупность костных остатков особей одного вида, представленных на однородной территории с относительно выраженной естественной изоляцией, накапливающихся в течение определенного геологического временного интервала. Для определения геологического возраста методом коллагенового анализа было сожжено в муфельной печи 300 проб (около 4000 остатков осевого черепа, нижних челюстей, трубчатых костей передних и задних конечностей разных видов и возраста). Подавляющее большинство проб было приурочено к местам выявленных ископаемых популяций с целью установления их временных границ для проведения последующего статистического анализа.

Измельченные до порошковидного состояния кости взвешивались на аналитических весах (с точностью до 0,1 мг) до и после прокаливания, при этом определялась потеря коллагена в миллиграммах. Прокаливание производилось в муфельной печи при температуре 750–800°C в течение часа. При малых навесках продолжительность прокаливании сокращалась, так как возможна добавочная убыль за счет разложения минеральных веществ кости. Наиболее оптимальные навески костного вещества 3–6 г, так как при очень малых навесках происходит химическое разложение неорганических веществ, а при больших — коллаген разрушается не полностью; и то, и другое значительно искажает конечный результат. Показатель прокаливании (далее — П.п.) вычислялся по формуле:

$$\text{П.п.} = \frac{\text{вес пробы после прокаливании (мг)}}{\text{потеря коллагена (мг)}} \cdot 100$$

Сопоставление показателя прокаливании с геохронологической шкалой позволяло выяснить, каким периодом геологического времени датировался костный материал. При этом костные остатки с потерей коллагена от 167 до 370 единиц относились к позднему голоцену; от 370 до 560 единиц — ранне-среднему голоцену; от 560 до 717 единиц — позднему плейстоцену и более 717 единиц — к среднему плейстоцену (Масловец, 1965). Необходимо отметить, что если на протяжении голоцена этот метод дает вполне удовлетворительные результаты, то в плейстоцене и особенно среднем и раннем, точность его значительно снижается.

При анализе внутрипопуляционной и межпопуляционной изменчивости использованы показатели Л.А. Животовского (1982). Результаты метрической и фенетической изменчивости позволили с известной степенью достоверности выявить и описать в палеоценозах Прикаспия ископаемые популяции, новые подвиды и виды. При описании фенетической изменчивости мы на ископаемом материале выделили ряд фенов. Количество их для осевого черепа и нижних челюстей грызунов и насекомоядных было различным, находясь в пределах 17–60. При этом были использованы и литературные данные (Ларина, Еремина, 1988; Лапшов, 1982), относящиеся к рассматриваемым видам. При изучении фенетической изменчивости ископаемого материала оказалось, что ряд фенов либо не информативны, либо отсутствуют, либо трудно выделяемы из-за плохой сохранности костных остатков. Поэтому, просмотрев большое количество ископаемых костных остатков 10 видов грызунов, мы выявили около 50 наиболее информативных фенов по 19 признакам черепа. Кроме краниологических признаков, фенетическому анализу подвергались и зубы. Фены разных видов в значительной степени отли-

чались друг от друга, и не представлялось возможным составить для них общий каталог. В связи с этим вариации коренных зубов представлялись отдельно для каждого вида. Кроме того, по рассматриваемым видам приведен и метрический анализ 21 краниологического признака.

Результаты работы

При изучении микроэволюционных процессов большое значение имеет изменчивость метрических признаков, величина которой определяется действием экологических факторов. Именно этот показатель косвенно оценивает направление микроэволюции (Шварц, 1980). В нашем случае диапазон изменчивости (за основу взят коэффициент вариации) метрических признаков определен с помощью показателя «интенсивности изменчивости», предложенного И.И. Шмальгаузен (1935). Индексы, характеризующие изменчивость разных признаков в популяциях грызунов во времени (голоцен), колеблются от «0 до 1». Усредненный показатель интенсивности изменчивости составил 0,006. Его небольшая величина демонстрирует отсутствие значительных климатических изменений в Прикаспии после завершения мангышлакской регрессии. Метрические признаки в популяциях грызунов этого периода характеризовались некоторым постоянством. Интенсивность изменчивости метрических признаков в пространстве оценена с помощью той же формулы, только в знаменателе шкала времени заменена на шкалу расстояния (Россолимо, 1975). Оказалось, что интенсивность изменчивости метрических признаков в пространстве была на два порядка выше (0,6), чем во времени.

Кроме того, специфику микроэволюционных процессов в популяциях ископаемых животных можно оценить с помощью коэффициента дивергенции (Майр, 1971), который определяется как разность средних значений признаков в сравниваемых популяциях, деленная на сумму среднеквадратических отклонений. При чем чем меньше перекрываются кривые двух популяций, тем больше коэффициент дивергенции. В результате чего сравниваемые популяции могут считаться самостоятельными подвидами, если 75% особей одной выборки отличаются от другой («правило 75%»). Коэффициент дивергенции при этом должен быть равен 1,28 (Майр, 1971). Несмотря на то, что этот показатель дает весьма приближенную оценку при выделении подвидов, он свидетельствует о количественной мере перекрывания кривых морфологических признаков сравниваемых популяций и косвенно определяет направление и скорость микроэволюционных процессов во времени.

Нами установлено, что в раннем голоцене пространственно разобщенные популяции желтой пеструшки по метрическим признакам не превышали подвидового уровня. Усредненное значение этого показателя для караузекской и токайской популяций составило 0,95, караузекской и айбасской — 0,48. Для степной пеструшки эти показатели были еще меньше: караузекская и токайская популяции — 0,47, а для обыкновенной слепушонки по этим же популяциям он составил всего 0,24. В позднем голоцене картина практически не изменилась. Коэффициент дивергенции для караузекской и нарын-худукской популяций степной пеструшки был 0,37, для этих же популяций малого суслика (*Citellus pygmaeus* Pall. 1778) — 0,34 и для нарын-худукской и кушумской популяций обыкновенной слепушонки — 0,49 (рис. 1). Таким образом, сравниваемые внутривидовые группировки разных грызунов на территории Прикаспийского региона в разные периоды голоцена

не достигали подвидового уровня. На наш взгляд, это связано с относительным постоянством условий существования в тот или иной период голоцена и отсутствием выраженной изоляции между ними.

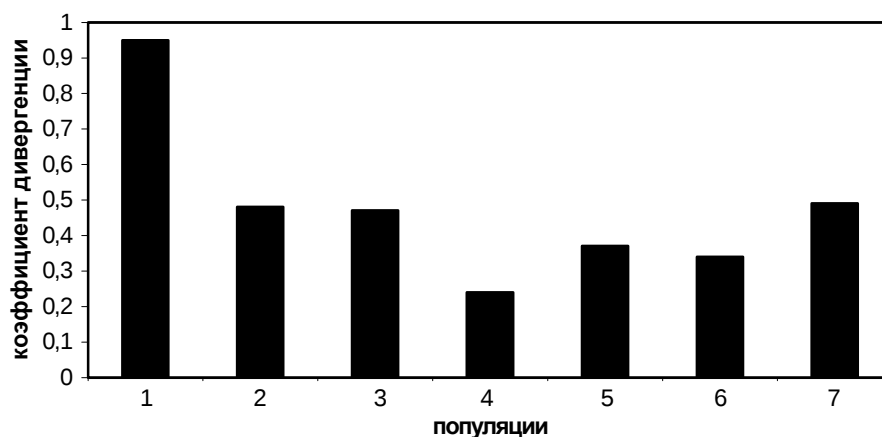


Рис. 1. Значения коэффициента дивергенции пространственно разобщенных популяций грызунов Прикаспия (желтая пеструшка: 1 — караузекская и токайская, 2 — караузекская и айбасская; степная пеструшка: 3 — караузекская и токайская, 5 — караузекская и нарын-худукская; обыкновенная слепушонка: 4 — караузекская и токайская, 7 — нарын-худукская и кушумская; малый суслик: 6 — караузекская и нарын-худукская)

При оценке коэффициента дивергенции между популяциями во временном аспекте мы получили сходные результаты (рис. 2). Так, усредненное значение этого показателя для популяций желтой пеструшки (поздний плейстоцен — ранний голоцен) составило 0,29. При сравнении популяций краснохвостой песчанки (средний плейстоцен — ранний голоцен) — 0,34; популяций гребенщиковой песчанки (средний плейстоцен — ранний голоцен) — 0,31. Сравнение популяций степной пеструшки в голоцене (ранний — поздний голоцен) установило коэффициент дивергенции 0,16; популяции обыкновенной слепушонки (ранний — средний голоцен) — 0,16; популяции гребенщиковой песчанки (ранний — поздний голоцен) — 0,13; популяции полуденной песчанки (ранний — поздний голоцен) — 0,23 и популяции краснохвостой песчанки (ранний — поздний голоцен) — 0,20. Для некоторых грызунов Прикаспия, начиная со второй половины позднего голоцена и по настоящее время, отмечен микроэволюционный сдвиг в сторону изменения метрических и фенетических показателей. Об этом свидетельствует увеличение средних значений коэффициентов дивергенции (рис. 3). Так, для нарын-худукской популяции малого суслика (начало позднего голоцена — современность) этот показатель составил 0,94. Для караузекской популяции полуденной песчанки (начало позднего голоцена — современность) — 0,62; караузекской популяции гребенщиковой песчанки (начало позднего голоцена — современность) — 0,82. То есть несмотря на короткий в геологическом масштабе временной интервал (около 2000 лет) отличия выражены сильнее, чем на протяжении всего голоцена. Активизация микроэволюционных процессов во второй половине позднего голоцена может быть связана с изменением климата в сторону похолодания и увлажнения (Монин, Шишков, 1979) и развитием последней стадии новокаспийской трансгрессии.

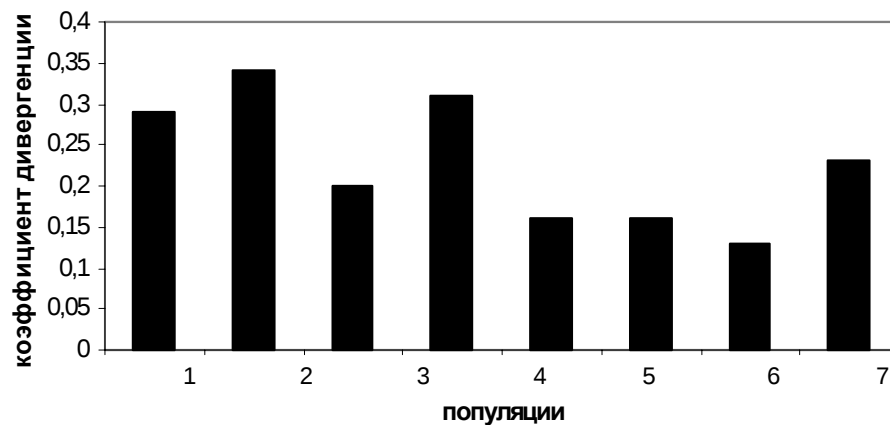


Рис. 2. Значения коэффициента дивергенции популяций грызунов Прикаспия на протяжении позднечетвертичного времени (желтая пеструшка: 1 — поздний плейстоцен и ранний голоцен; краснохвостая песчанка: 2 — средний плейстоцен и ранний голоцен, 8 — ранний и поздний голоцен; гребенщикова песчанка: 3 — средний плейстоцен и ранний голоцен, 6 — ранний и поздний голоцен; степная пеструшка: 4 — ранний и поздний голоцен; обыкновенная слепушонка: 5 — ранний и средний голоцен; полуденная песчанка: 7 — ранний и поздний голоцен)

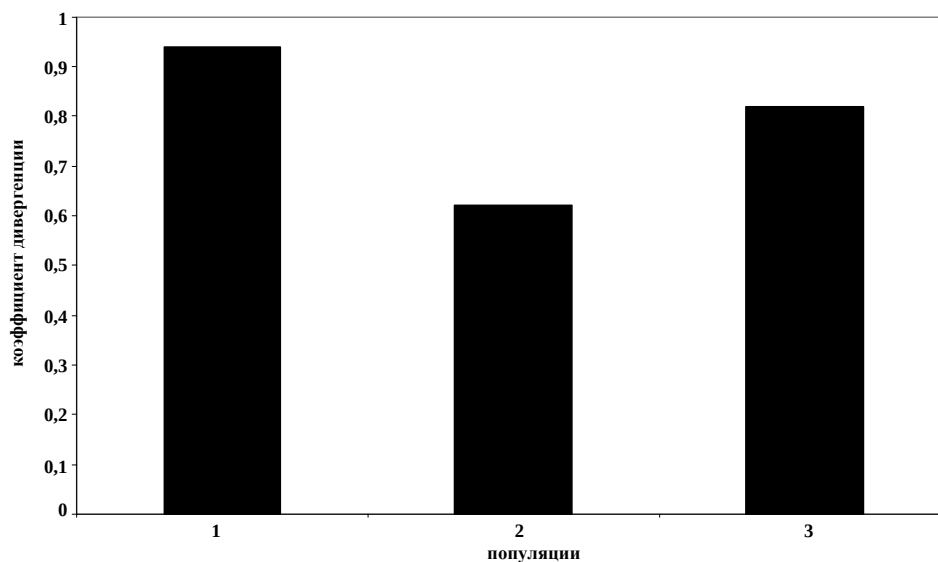


Рис. 3. Значения коэффициента дивергенции популяций грызунов Прикаспия на протяжении позднечетвертичного времени (малый суслик: 1 — поздний голоцен и современность; полуденная песчанка: 2 — поздний голоцен и современность; гребенщикова песчанка: 3 — поздний голоцен и современность)

Таким образом, конец ледникового периода и изменение условий существования на границе плейстоцена — голоцена активизировали процессы формирования подвидовых форм в Прикаспии, распространенных и в настоящее время. Изменения их морфологического облика на протяжении голоцена носили популяционный характер. По некоторым видам нами установлено, что в плейстоцене здесь были представлены другие подвиды.

На основе анализа метрических и фенетических признаков, структуры коренных зубов и изменений палеоэкологической обстановки Прикаспия на протяжении позднечетвертичного времени нами уточнены временные и пространственные подвидовые ареалы 10 видов грызунов.

Так, большая песчанка (*Rhombomys opimus* Licht. 1823) в плейстоцене была представлена более крупными особями, и к голоцену отмечено уменьшение размеров этого грызуна. Эта тенденция просматривалась и на протяжении всего голоцена. Причем установлено, что в плейстоцене в западном Прикаспии был распространен подвид *Rh.o. obolenskii*, вымерший к началу голоцена, а в северном Прикаспии подвид *Rh.o. maleevi*, и вымер во второй половине позднего голоцена (Дмитриев, 2004).

Несколько иначе, чем у предыдущего вида, были изменения метрических и фенетических показателей краснохвостой песчанки (*Meriones libycus* Licht. 1823). По нашим данным, наиболее мелкие особи этого грызуна отмечены в начале позднего плейстоцена и к голоцену наблюдалось увеличение размеров краснохвостой песчанки. В раннем голоцене в популяциях были представлены наиболее крупные особи. С началом новокаспийской трансгрессии произошла смена действия естественного отбора, и положительная асимметрия большинства метрических признаков свидетельствовала о его предпочтении более крупных особей. Краснохвостая песчанка была представлена двумя вымершими подвидами (*M. l. intermedius* и *M. l. gromovi*). Первый занимал территорию западного Прикаспия, второй — северного Прикаспия (Дмитриев, 2004).

Наиболее мелкие представители гребенщиковой песчанки (*Meriones tamariscinus* Pall. 1773) существовали в позднем плейстоцене, и к голоцену происходит увеличение размеров этого грызуна. Облик его на протяжении голоцена практически не изменялся. На рассматриваемой территории гребенщикова песчанка была представлена двумя подвидами (*M. t. ciscaucasicus* и *M. t. tamariscinus*). Они сформировались в позднем плейстоцене, и первый был распространен в западном Прикаспии, а второй — в северном и северо-восточном Прикаспии.

Практически не изменились на протяжении голоцена полуденные песчанки (*Meriones meridianus* Pall. 1773), лишь в позднем голоцене наметилась тенденция к уменьшению размеров этого грызуна, о чем свидетельствует отрицательная асимметрия большинства изученных признаков. Оба ее подвида в Прикаспии (*M. m. nogaiaorum* и *M. m. meridianus*) сформировались в конце плейстоцена.

Малый суслик в нижнем течении Терека и прилежащих полупустынях Терско-Кумского междуречья представлен подвидом *S. p. planicola*, являющимся, вероятно, переходной формой между двумя видами *S. p. pygmaeus* и *S. p. musicus*. На территории Черноземельского и Узенского палеоценозов распространен подвид *S. p. ellermani*. По-видимому, его предковой формой был позднеплейстоценовый подвид — *S. p. palaecaspicus*. Формирование *S. p. ellermani* происходило в начале голоцена в условиях мангышлакской регрессии Каспия и при увеличении аридизации климата. Большая часть ареала этого подвида приурочена к полупустын-

ным ландшафтам упомянутых палеоценозов, где он является доминирующей формой.

В конце плейстоцена нами описана крупная форма желтого суслика подвида *C.f. schegendensis*, который на протяжении голоцена постепенно трансформировался в современный подвид *C. forlovi*.

Для желтой пеструшки (*Eolagurus luteus* Eversm. 1840) изменения общих размеров метрических признаков были незначительны, и не отмечено достоверных отличий по этим показателям (Дмитриев, 2001, 2004). В Прикаспии она была представлена двумя подвидами: *E. l. volgensis* (средний плейстоцен — поздний голоцен) и *E. l. luteus* (поздний плейстоцен — современность: Казахстан).

Не отмечено выраженных изменений в голоцене у популяций степной пеструшки (*Lagurus lagurus* Pall. 1773). В пределах рассматриваемой территории представлен один подвид (*L. l. lagurus*), который сформировался еще в позднем плейстоцене, и изменения метрических и фенетических признаков происходили на популяционном уровне.

Сходная картина наблюдалась и для популяций обыкновенной слепушонки (*Ellobius talpinus* Pall. 1770). Два ее подвида (*E. t. tanaiticus* *E. t. rufescens*) сформировались на границе плейстоцена — голоцена.

Мохноногий тушканчик в Прикаспии в конце плейстоцена — раннем голоцене был представлен подвидом *D. s. caspicus*, который со среднего голоцена постепенно трансформировался в современный *D. s. innae*, о чем свидетельствуют данные метрического и фенетического анализа.

Таким образом, общий облик фаунистических комплексов грызунов в палеоценозах Прикаспийского региона сложился в позднем плейстоцене после завершения нижнехвалынской трансгрессии Каспия в условиях холодного климата валдайского оледенения. На протяжении голоцена ряд видов в составе фаунистических комплексов этого региона вымерли (желтая пеструшка, большая и краснохвостая песчанки, плейстоценовый еж). Численность других увеличивалась (малый суслик, полуденная и гребенщикова песчанки, мохноногий тушканчик), соответственно преобразуя состав палеоценозов. Изменения условий существования мелких млекопитающих в конце плейстоцена активизировали микроэволюционные процессы. Именно в это время, сформировался целый ряд подвидов, представленных в разных палеоценозах Прикаспия (*M. l. gromovi*, *Rh. o. maleevi*, *M. m. nogaiorum*, *M. m. tropini*, *C. p. ellermani*, *C. f. orlovi*, *D. s. caspicus*, *D. p. ralli*, *H. a. heptneri* и др.).

Изменения морфологических признаков мелких млекопитающих на протяжении позднечетвертичного времени проявлялись в особой форме групповой изменчивости — вековой. Для нее была характерна небольшая амплитуда изменчивости, обратимость и быстрота изменений признаков в геологически краткие отрезки времени, которые и закладывали основы таксономических отличий. На протяжении голоцена отличия их носили популяционный характер, не достигая подвидового уровня. На примере грызунов установлено, что вековая изменчивость и специфика эволюционных процессов определялись видовой принадлежностью животных и изменениями условий их существования. На протяжении позднечетвертичного времени не отмечено какого-либо общего направления в изменении морфологических признаков. Для одних видов (желтая и степная пеструшки, обыкновенная слепушонка, полуденная песчанка) изменения были незначительны. У других (большая песчанка, желтый суслик) происходили выраженные изменения в сторону уменьшения общих размеров. У третьих (гребенщикова пес-

чанка, малый суслик) отмечалось увеличение общих размеров по направлению к современности. У четвертых (краснохвостая песчанка) — для одних периодов (средний плейстоцен — ранний голоцен) наблюдалось увеличение абсолютных показателей признаков, для других (ранний — поздний голоцен) их уменьшение. Анализ изменчивости признаков на основе популяционного подхода свидетельствует, что интенсивность их изменений в пространстве превышала таковую во времени.

Фенетический и метрический анализ краниологических признаков мелких млекопитающих позволил выявить и описать с определением времени формирования и распространения один вымерший вид насекомоядных (*H. tropini*) и пять новых ископаемых подвидов грызунов (*R. o. maleevi*, *C. f. schegendensis*, *D. s. caspicus*, *D. p. ralli*, *H. a. heptneri*). Кроме того, уточнены и дополнены описания признаков, а также временные и пространственные границы существования еще 22 подвидов, выделенных ранее другими авторами. В сравнительном аспекте осуществлен метрический и фенетический анализ 64 ископаемых популяций мелких млекопитающих Прикаспийского региона. Различия сравниваемых группировок носили популяционный характер. Практически все выявленные подвиды сформировались в позднем плейстоцене, и на протяжении голоцена эволюционные изменения их оставались на уровне популяций.

ЛИТЕРАТУРА

- Васильев А.Г.** Опыт эколого-фенетического анализа уровня дифференциации популяционных группировок с разной степенью пространственной изоляции // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 15–24.
- Васильев А.Г.** Эпигенетическая изменчивость: Неметрические пороговые признаки, фены и их композиции // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 158–169.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Любшевский Н.М., Старченко В.И.** Экспериментальное изучение устойчивости проявления неметрических пороговых признаков скелета у линейных мышей // Генетика. 1986. Т. 22. № 7. С. 1191–1198.
- Дмитриев А.И.** Краниометрическая изменчивость позднечетвертичных грызунов северного Прикаспия: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 1987. 24 с.
- Дмитриев А.И.** Формирование фаунистических комплексов, изменчивость мелких млекопитающих и генезис природных очагов чумы Прикаспия в позднечетвертичное время: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 2000. 47 с.
- Дмитриев А.И.** Палеоэкологический анализ костных остатков мелких млекопитающих Прикаспия и генезис природных очагов чумы. Н. Новгород: Изд. НГПУ, 2001. 168 с., 2004. 251 с.
- Дмитриев А.И.** Эволюция мелких млекопитающих аридной зоны. Формирование фаунистических комплексов, изменчивость мелких млекопитающих и генезис природных очагов чумы Прикаспия в позднечетвертичное время. Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. М., 2000. 47 с.
- Дмитриев А.И.** Палеоэкологический анализ костных остатков мелких млекопитающих Прикаспия и генезис природных очагов чумы. Н. Новгород: изд. НГПУ, 2004. 251 с.
- Дмитриев А.И.** Микроэволюционные процессы в популяциях ископаемых грызунов Прикаспия в голоцене // Материалы Всероссийской конференции «Популяции в пространстве и времени». Н. Новгород, 2005. С. 42–45.
- Животовский Л.А.** Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 38–44.

- Захаров В.М.** Асимметрия животных (популяционно-феногенетический подход). М.: Наука, 1987. 216 с.
- Ивантер Э.В.** Популяционная экология мелких млекопитающих таежного северо-запада СССР. Л.: Наука, 1975. 246 с.
- Ивантер Э.В., Ивантер Т.В., Туманов И.П.** Адаптивные особенности мелких млекопитающих. Л.: Наука, 1985. 318 с.
- Лапишов В.А.** Краниометрия и феногетика большой песчанки (*Rhombomys opimus*) // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 244–254.
- Ларина Н.И., Еремина И.В.** Некоторые аспекты изучения фено- и генофонда вида и внутривидовых группировок // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 56–59.
- Ларина Н.И., Еремина И.В.** Каталог основных вариаций краниологических признаков у грызунов // Фенетика природных популяций. М.: Наука, 1988. С. 8–52.
- Майр Э.** Принципы зоологической систематики. М.: Мир, 1971. 454 с.
- Малеева А.Г.** История фауны грызунов и природного очага чумы северо-западного Прикаспия в позднем антропогене: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск: 1967. 17 с.
- Малеева А.Г.** Сравнение морфотипической изменчивости зубов водяной полевки и степной пеструшки // Фауна Урала и европейского Севера. Свердловск, 1975. Вып. 4. С. 42–49.
- Малеева А.Г.** Об изменчивости зубов у полевок (*Microtinae*) // Эволюция грызунов и история формирования их современной фауны. Л., 1976. Т. 66. С. 48–57.
- Масловец Р.Д.** Формирование фауны грызунов в голоцене в связи с историей природной очаговости чумы на территории северо-восточного Прикаспия: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 33 с.
- Монин А.С., Шишков Ю.А.** История климата. Л.: Гидрометеиздат, 1979. 397 с.
- Паавер К.Л.** Формирование териофауны и изменчивость млекопитающих Прибалтики в голоцене. Тарту: Изд. АН ЭССР, 1965. 494 с.
- Паавер К.Л.** О вековой изменчивости как форме групповой изменчивости животных во времени // Внутривидовая изменчивость наземных позвоночных животных и микроэволюция. Свердловск, 1966. С. 77–82.
- Пидопличко И.Г.** Новый метод определения геологического возраста ископаемых костей четвертичной системы. Киев: Изд. АН УССР, 1952. 89 с.
- Россолимо О.Л.** К методике сравнительного изучения географической изменчивости млекопитающих. Метод клины // Зоол. ж. 1975. Т. 54. № 9. С. 1390–1391.
- Смирнов Н.Г.** Динамика териофауны и изменчивость некоторых млекопитающих Среднего, Южного Урала и Зауралья в голоцене: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Свердловск, 1976. 20 с.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В.** Фены, феногетика и эволюционная биология // Природа. 1973. № 5. С. 40–51.
- Тропин Н.Н.** Краснохвостая песчанка (*Meriones libycus* Licht.) — возможный источник чумных эпизоотий в Волго-Уральском междуречье в прошлом // Зоол. ж. 1968. Т. 47. № 12. С. 1877–1880.
- Тропин Н.Н.** Прошлое распространение большой песчанки (*Rh. opimus*) в Волго-Уральском междуречье и ее вероятное эпизоотологическое значение // Зоол. ж., 1971. Т. 50. Вып. 1. С. 110–116.
- Тропин Н.Н.** Формирование фауны грызунов Волго-Уральских песков в позднечетвертичное время и вероятная история природного очага чумы междуречья: Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Саратов, 1975. 20 с.
- Шварц С.С.** Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 277 с.
- Шварц С.С., Смирнов В.С., Добринский Л.Н.** Метод морфофизиологических индикаторов в экологии наземных позвоночных. Свердловск, 1968. С. 10–61.

- Шилов И.А.** Эколого-физиологические основы популяционных отношений у животных. М.: Изд. МГУ, 1977. 263 с.
- Шилов И.А.** Физиологическая экология животных. М.: Высшая школа, 1985. 321 с.
- Шмальгаузен И.И.** Определение основных понятий и методика исследования роста // Рост животных. М., 1935. С. 8–60.
- Яблоков А.В.** Фенетика: Эволюция, популяция, признак. М.: Наука, 1980. 135 с.
- Яблоков А.В.** Состояние исследований и некоторые проблемы фенетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука, 1982. С. 3–14.
- Яблоков А.В., Ларина Н.И.** Введение в фенетику популяций. М.: Высшая школа, 1985. 159 с.
- Berry R.J.** Epigenetic polymorphism in wild population of *Mus musculus* // Genetics. 1963. V. 4. P. 195–200.
- Berry R.J.** The evolution of any island population of the house mouse // Evolution. 1964. V. 18. № 3. P. 468–483.
- Berry R.J., Searle A.G.** Epigenetic polymorphism of the Rodent Skeleton // Proceedings of the zoological society of London. 1963. V. 140. P. 577–615.
- Dempster E.R., Lerner I.M.** Heritability of threshold characters // Genetics. 1950. V. 35. P. 212–236.
- Gruneberg H.** The genetics of the mouse // Bibl. Genet. 1952. V. 15. P. 650.
- Gruneberg H.** Genetical studies on the skeleton of the mouse. XV. Relations between major and minor variants // I. Genetics. 1955. V. 53. P. 515–535.
- Selander R.K.** Sexual dimorphism and differential niche utilisation in birds // Condor. 1966. V. 68. P. 113–151.
- Truslove G.M.** Genetical studies on the skeleton of the mouse. V. «Interfrontal» and «parted frontals» // I. Genetics. 1952. V. 51. P. 115–122.